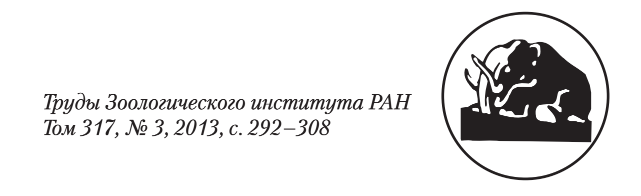

Труды Зоологического института РАН
Том 317, № 3, 2013, с. 292–308

УДК 595.763.33

МОРФОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ СТРУКТУР ГЕНИТАЛИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *PLATYDRACUS* THOMSON, 1858 (COLEOPTERA: STAPHYLINIDAE: STAPHYLININAE)

Э.А. Хачиков

Ростовское отделение Русского энтомологического общества, ул. Александровский спуск, 59, 344030 Ростов-на-Дону, Россия; e-mail: e_hachikov@mail.ru

РЕЗЮМЕ

Приведено описание генитальных структур следующих видов рода *Platydracus* Thomson, 1858: *P. stercorarius* (Olivier, 1795), *P. fulvipes* (Scopoli, 1763), *P. chalcocephalus* (Fabricius, 1801), *P. flavopunctatus* Latreille, 1804, *P.brevicornis* Motschulsky, 1862, *P. latebricola* (Gravenhorst, 1806), *P. maculosus* (Erichson, 1839), *P. fossator* (Gravenhorst, 1802), *P. ochropygus* (Nordmann, 1837) и *P. allardi* Levasseur, 1967. Также представлены обобщения по строению гениталий рода *Platydracus* и морфогенезу их отдельных структур.

Ключевые слова: вагина, морфология гениталий, эндофаллус, *Platydracus,* Staphylinidae

MORPHOLOGY OF THE GENITAL STRUCTURES IN SOME SPECIES OF THE GENUS *PLATYDRACUS* THOMSON, 1858 (COLEOPTERA: STAPHYLINIDAE: STAPHYLININAE)

E.A. Khachikov

Rostov branch of Russian Entomological Society, Alexandrovsky spusk, 59, 344030 Rostov-on-Don, Russia; e-mail: e_hachikov@mail.ru

ABSTRACT

Description of the genital structures of the following species of the genus *Platydracus* Thomson, 1858 are presented: *P. stercorarius* (Olivier, 1795), *P fulvipes* (Scopoli, 1763), *P. chalcocephalus* (Fabricius, 1801), *P. flavopunctatus* Latreille, 1804 *P. brevicornis* Motschulsky, 1862 *P. latebricola* (Gravenhorst, 1806), *P. maculosus* (Erichson, 1839), *P. fossator* (Gravenhorst, 1802), *P. ochropygus* (Nordmann 1837) and *P. allardi* Levasseur, 1967. The morphological structures and morphogenesis of the genitalia of the genus *Platydracus* are discussed.

Key words: vagina, morphology of the genitalia, endophallus, *Platydracus,* Staphylinidae

ВВЕДЕНИЕ

Данная работа посвящена исследованию внутренних структур гениталий (эндофаллусов, вагин, сперматек) видов трибы Staphylinini Latreille, 1802, в частности рода *Platydracus* Thomson, 1858: *P. stercorarius* (Olivier, 1795), *P. fulvipes* (Scopoli, 1763), *P. chalcocephalus* (Fabricius, 1801), *P. flavopunctatus* Latreille, 1804, *P. brevicornis* Motschulsky, 1862, *P. latebricola* (Gravenhorst, 1806), *P. maculosus* (Erichson, 1839), *P. fossator* (Gravenhorst, 1802), *P. ochropygus* (Nordmann, 1837) и *P. allardi* Levasseur, 1967.

Таблица 1. Сокращения в тексте и иллюстрациях.
Table 1. Abbreviations in the text and figures.

агонопориальная аподема (agonoporial apodema) – ap	анус (anus) – an
базовентральный изогнутый титиллатор (basal ventral curved titillator) – ct	базовентральный овальный титиллатор (basal ventral oval titillator) – ot
базовентральный раздвоенный титиллатор (basal-forked titillator) – ft	базовентральный овальный титиллатор с выростом (basal ventral oval titillator with projection) – otp
бититиллатор (bititillator) – bt	базолатеральная ламина (basal lateral lamina) – bl
вагина (vagina) – vag	вагинальный вход (entry to vagina) – ev
вальвифер (valvifer) – val	вагинальная железа (vaginal gland) – vg
вагинальная мантия (vaginal mantle) – vm	вентральная камера (ventral chamber) – chv
вагинальный лигамент (vaginal ligament) –lig	вульва (vulva) – vul
дистальный фалломер (distal phallomer) – phd	вторичный агонопор (secondary agonopor) – ag
дорсальный выступ (dorsal swelling) – sd	коксит (cocsit) – coc
дорсальный вырост (dorsal projection) – pd	кокситo-вагинальный карман (cocsit-vaginal pocket) – vp
дорсальная выпуклость (prominence dorsal) – prd	латеральная ламина (lateral lamina) – ll
дистальный фалломер (distal phallomer) – phd	монотитиллатор (monotitillator) – mt
дорсальная ламина (dorsal lamina) – dl	метавагина (metavagina) – mvag
провагина (provagina) – pvag	проктовагинус (proctovaginus) – prv
семенной канал (seminal duct) – ds	протодеум (proctodeum) – prc
семявыносящий канал (ejaculatory duct) – de	проксимальный фалломер (proximal phallomer) – php
секреторные железы (secretory glands) – seg	эндоаппендикс эндофаллуса (endoappendix of endophallus) – eap
титиллатор-щетка (titillator-brush) – tb	эдеагус (edeagus) – ed
яйцевод (oviduct) – ov	эндовагина (endovagina) – evag
IX тергит (IX tergit) – IX t	

Ранее в этом аспекте автором (Хачиков 2005, 2006, 2011; Khachikov and Shavrin 2010) были исследованы следующие виды: *Platydracus chalcocephalus* (Fabricius, 1801), *P. dauricus* (Mannerheim, 1830), *P. mortuorum* (Bernhauer, 1912); *Ocypus brunnipes* Fabricius, 1781, *O. cerceticus* (Coiffait, 1964), *O. coreanus* (G. Müller, 1925), *O. curtipennis* Motschulsky, 1849, *O. ophthalmicus* (Scopoli, 1763), *O. forficularius* (Motschulsky, 1860), *O. fulvipennis* Erichson, 1840, *O. fuscatus* (Gravenhorst, 1802), *O. fuscoaeneus* (Solsky, 1871), *O. heleni* (G. Müller, 1926), *O. mus* (Brulle, 1832), *O. nitens* (Schrank, 1781), *O. nabozhenkoi* Khatschikov, 2005, *O. picipennis* (Fabricius, 1793); *Tasgius ater* (Gravenhorst, 1802), *T. depressus* (Hochhuth, 1849), *T. eppelsheimianus* (Jakobson, 1909), *T. falcifer* (Nordmann, 1837), *T. gracilicornis* (Hochhuth, 1849), *T. melanarius* (Heer, 1839), *T. pedator* (Gravenhorst, 1802), *T. solskyi* (Fauvel, 1875), *Creophilus maxillosus* (Linnaeus, 1758), *Staphylinus caesareus* Cederhjelm, 1798, *Hadropinus fossor* Sharp, 1889, *Liusus hilleri* (Weise, 1877), *Dinothenarus chrysocomus* (Mannerheim, 1830), *D. pubescens* (De Geer, 1774), *D. flavocephalus* (Goeze, 1777), *D. arrosus* (Eppelsheim, 1890) и *D. sibiricus* (Gebler, 1830). Аналогичные данные для видов комплекса «*Creophilus*» (рода, близкие к *Creophilus* Leach, 1819) имеются в работе Кларка (Clarke 2011).

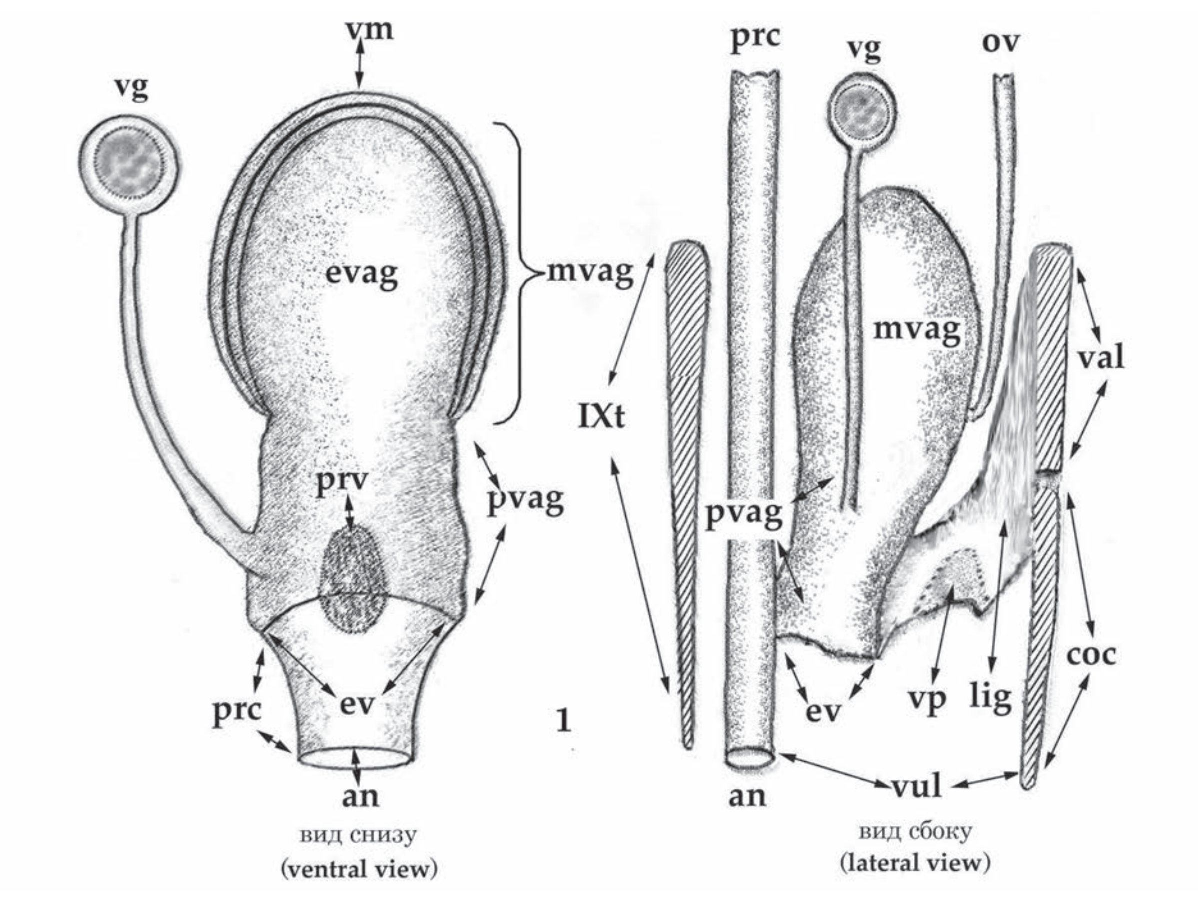


Рис. 1. Схема строения гениталий самок видов рода *Platydracus*. Объяснение сокращений см. в тексте.

Fig. 1. The general structure of the female genitalia of the genus *Platydracus*. See text for abbreviations.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал, исследованный в данной работе, по большей части находится в личной коллекции автора. *Platydracus latebricola* (Gravenhorst, 1806) из Московской области (*см. ниже*) хранится в коллекции Зоологического музея МГУ (г. Москва). Методики исследований и изготовления препаратов, а также порядок описания и номенклатура строения гениталий извлечены из предыдущих работ автора (Хачиков 2005, 2006, 2011; Khachikov and Shavrin 2010). Масштаб линейки в иллюстрациях в большинстве случаев равен 1 мм; если же он иной, то линейка сопровождается цифровым обозначением ее длины. Автор следует ранее изложенной номенклатуре структур гениталий (Хачиков 2005, 2006; 2011; Khachikov and Shavrin 2010) с некоторыми изменениями (*см. ниже*, раздел «Обсуждение»).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Род *Platydracus* Thomson, 1858

Подрод *Platydracus* Thomson, 1858

Типовой вид: S*taphylinus stercorarius* Olivier, 1795, по монотипии.

Platydracus stercorarius (Olivier, 1795)

(Рис. 1–3)

Материал. РОССИЯ: 1 самец – Дагестан, 8 км. от с. Гуниб, 19 августа 2006, сб. М. Набоженко; 1 самец – Рутульский р-н, п. Рутул, ущ. Лалаан, 25 июля 1997, сб. Э. Хачиков; 1 самец – Краснодарский край, п. Совет-Квадже, 17 сентября 1978, сб. Э. Хачиков; Ростовская область: 1 самец, 3 самки – ст. Раздорская, июль 2008; 2 самца – май

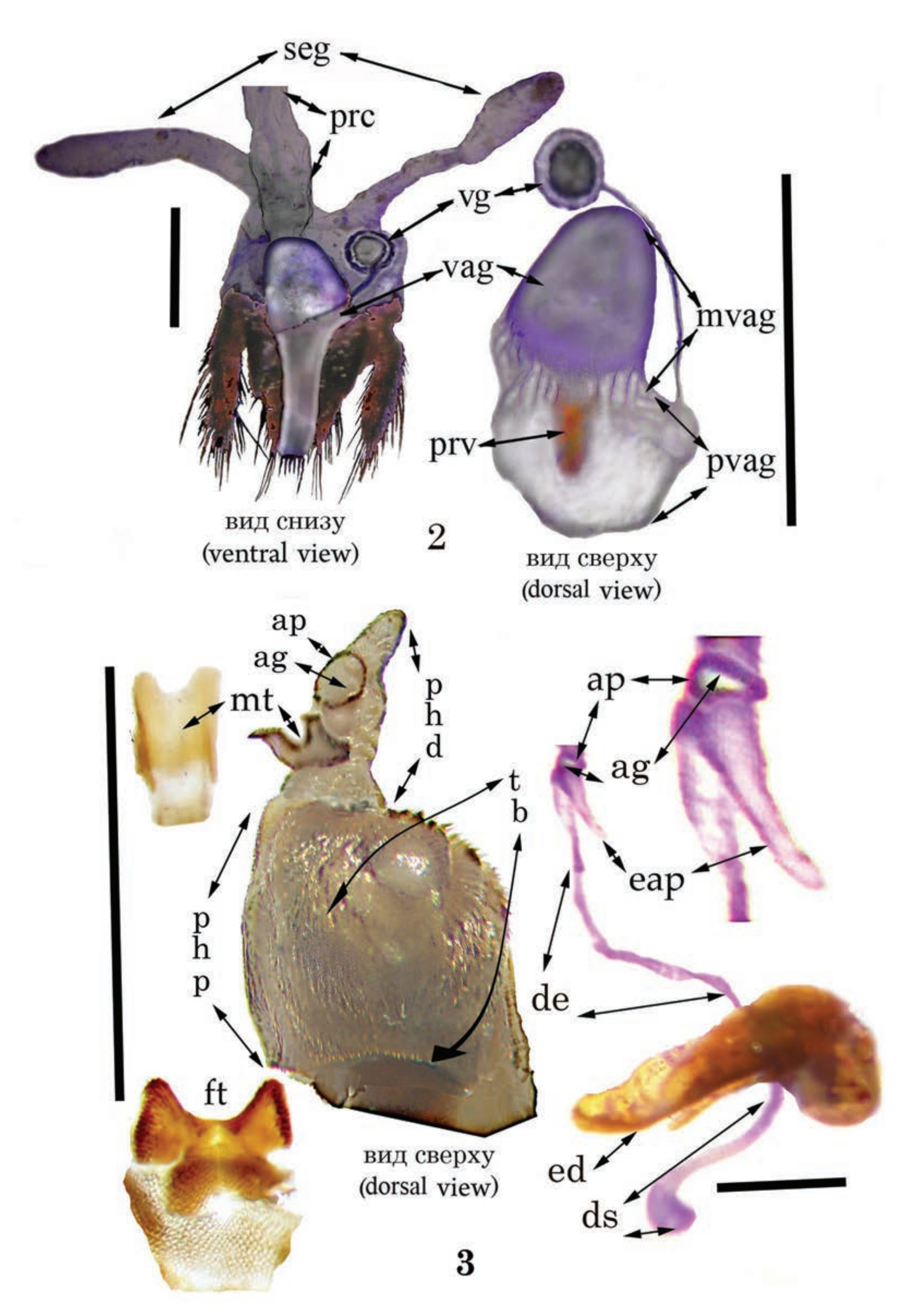


Рис. 2, 3. *Platydracus stercorarius* (Olivier, 1795): 2 – гениталии и терминалии самок; 3 – гениталии самцов. Объяснение сокращений см. в тексте.

Figs. 2, 3. *Platydracus stercorarius* (Olivier, 1795): 2 – genitalia and terminalia of females; 3 – genitalia of males. See text for abbreviations.

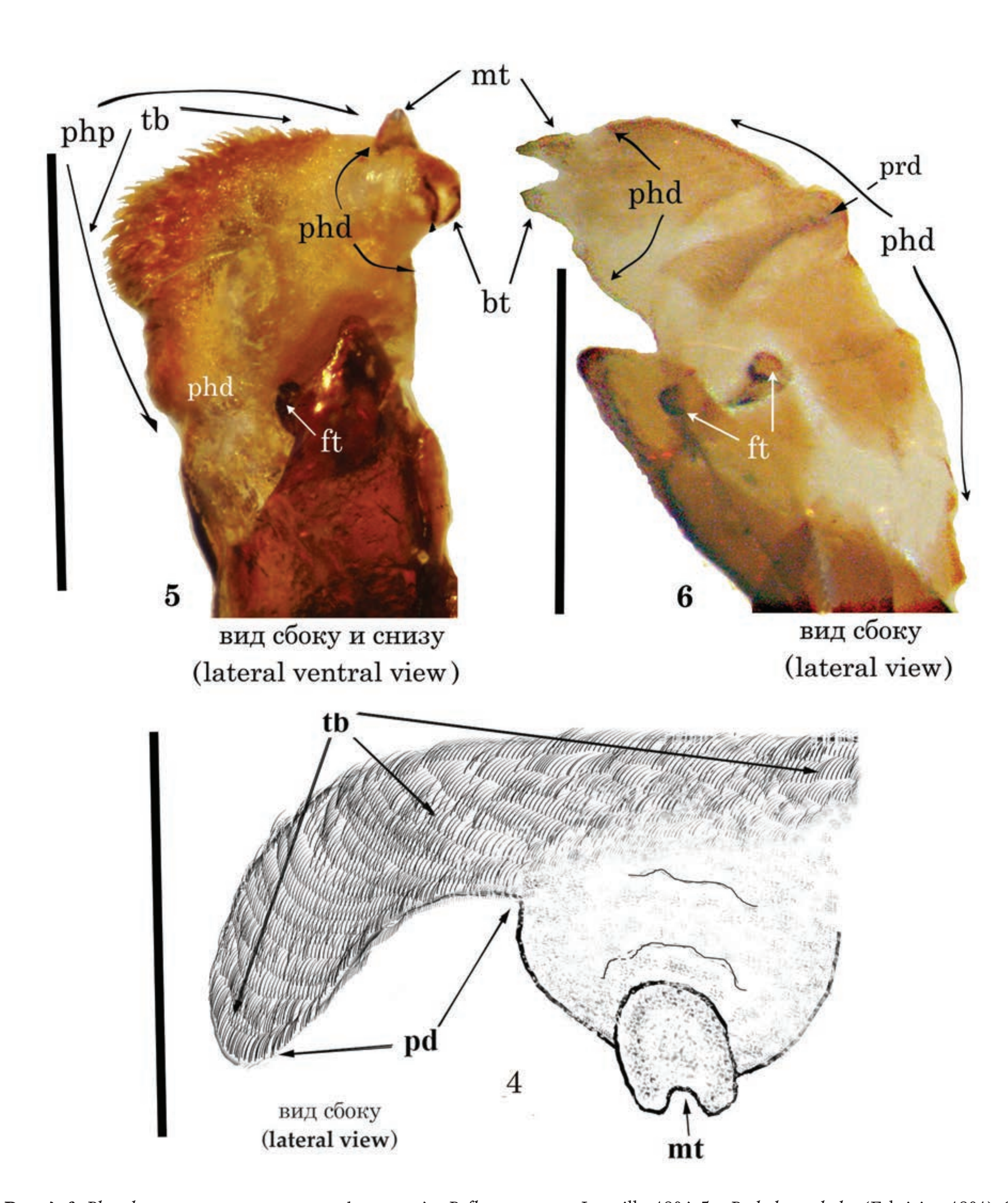


Рис. 4–6. *Platydracus* spp., структуры эндофаллуса: 4 – *P. flavopunctatus* Latreille, 1804; 5 – *P. chalcocephalus* (Fabricius, 1801); 6 – *P. latebricola* (Gravenhorst, 1806). Объяснение сокращений см. в тексте.

Figs. 4–6. *Platydracus* spp., endophallus structures: 4 – *P. flavopunctatus* Latreille, 1804; 5 – *P. chalcocephalus* (Fabricius, 1801); 6 – *P. latebricola* (Gravenhorst, 1806). See text for abbreviations.

2008; 1 самка – 30 июня 2001, сб. Э. Хачиков; 1 самец – хутор Крымский, 8 августа 2006, сб. А. Пономарев; 1 самец – Шолоховский р-н, п. Калининский, 18–23 июля 2005, сб. Э. Хачиков; 1 самец – Северная Осетия, п. Унал, 21 августа 1991, сб. В. Гребенников. УКРАИНА: 1 самец – г. Приморск, 11 августа 1991, сб. Ю. Арзанов.

Описание. *Гениталии самца.* Пенисная трубка полузакрытая, оперкулум удлиненный, расширяющийся к вершине. Эндофаллус средней длины, асимметричный, изогнут в дорсовентральном направлении. Асимметрия обусловлена его латерально изогнутой апикальной частью. Он дифференцирован на проксимальный (php) и дистальный (phd) фалломеры. Проксимальный фалломер более широкий, включает: базальный титиллатор (ft), имеющий раздвоенную форму, образованную симметричными латеральными выпуклыми частями, соединенными друг с другом пластиной; короткий дорсальный вырост (pd) и титиллатор-щетку (tb), состоящую из плоских, широких и коротких щетинок, более редких в базальной части. Дистальный фалломер образован узкой, апикальной частью эндофаллуса, на которой находится слабосклеротизованный монотитиллатор с апикальной выемкой (mt) и две мембранозные складки. Между ними расположен вторичный агонопор (ag), с внутренней стороны обрамленный агонопориальной аподемой (ap). Эндоаппендикс (eap) короткий, с тонкими мембранозными стенками.

Гениталии самки. Вагина крупная, мешкообразная, делится на про- и метавагину. Вход широкий, с выемчатым вентро-базальным краем. Вагинальная железа (vg) сферическая, дорсально присоединена к вагине (ближе к ее входу) посредством тонкого соединительного канала. Яйцевод подходит также с вентральной стороны. Проктовагинус (prv) дифференцирован слабо, поверхность покрыта микробугорками.

Platydracus flavopunctatus **(Latreille, 1804)**
(Рис. 4)

Материал. ТУРЦИЯ: 3 самца – Bitlis province, Başhan, 10 июля 2007, сб. И. Шохин.

Описание. *Гениталии самца.* Пенисная трубка полузакрытая, оперкулум удлиненный, расширяющийся к вершине. Эндофаллус средней длины, асимметричный, раздвоенный, что определено наличием большого дорсального выроста (pd). Внутренний мешок делится на проксимальный (php) и дистальный (phd) фалломеры; его поверхность, кроме апикальной части, покрыта титиллатором-щеткой (tb). Проксимальный фалломер включает базальный титиллатор типичной формы. Дистальный фалломер несет слабосклеротизованный широкий монотитиллатор (mt), выемчатый по апикальному краю, и большой дорсальный вырост. Эндоаппендикс короткий. Имеется аподема.

Platydracus chalcocephalus **(Fabricius, 1801)**
(Рис. 5)

Материал. РОССИЯ: 2 самца – Карачаево-Черкесия, г. Теберда, июль 2010, сб. Э. Хачиков; 1 самец – Краснодарский край, п. Большой Утриш, 03 мая 2009. ТУРЦИЯ: 2 самца, 1 самка – Rize province, Ikizdere district, Rize Daglari, 49 km to SE from Nidere. N40 40.186° E040 43.513°, h=2201 m, 1–5 июля 2001, сб. А. Власенко.

Пояснение. Первое иллюстрированное описание гениталий дано в работе автора (Хачиков 2006). В связи с переосмыслением их строения (*см. ниже*) и дополнительным изучением приводится более подробное описание.

Описание. *Гениталии самца.* Пенисная трубка полузакрытая. Имеется оперкулум. Эндофаллус короткий, изогнут в дорсовентральном направлении. Проксимальный фалломер (php) более широкий, включает дорсально титиллатор-щетку (tb) и две дорсальные симметричные выпуклости (prd); латеровентрально – типичный базальный титиллатор (ft). Дистальный фалломер (phd) более вытянутый, несет на себе симметричный бититиллатор (bt), в виде двух сглаженных гребней, и более длинный монотитиллатор (mt).

Гениталии самки. Вагина типичная. Входной вентральный край метавагины выемчатый. Проток вагинальной железы соединяется с вагиной с дорсальной стороны. Проктовагинус слабо выражен.

Platydracus latebricola **(Gravenhorst, 1806)**
(Рис. 6)

Материал. РОССИЯ: 1 самец – Московская область, г. Москва, август 1930, сб. Махатин; 1 самец, 1 самка – Ростовская область, хутор Крымский, 8 августа 2006, сб. А. Пономарев.

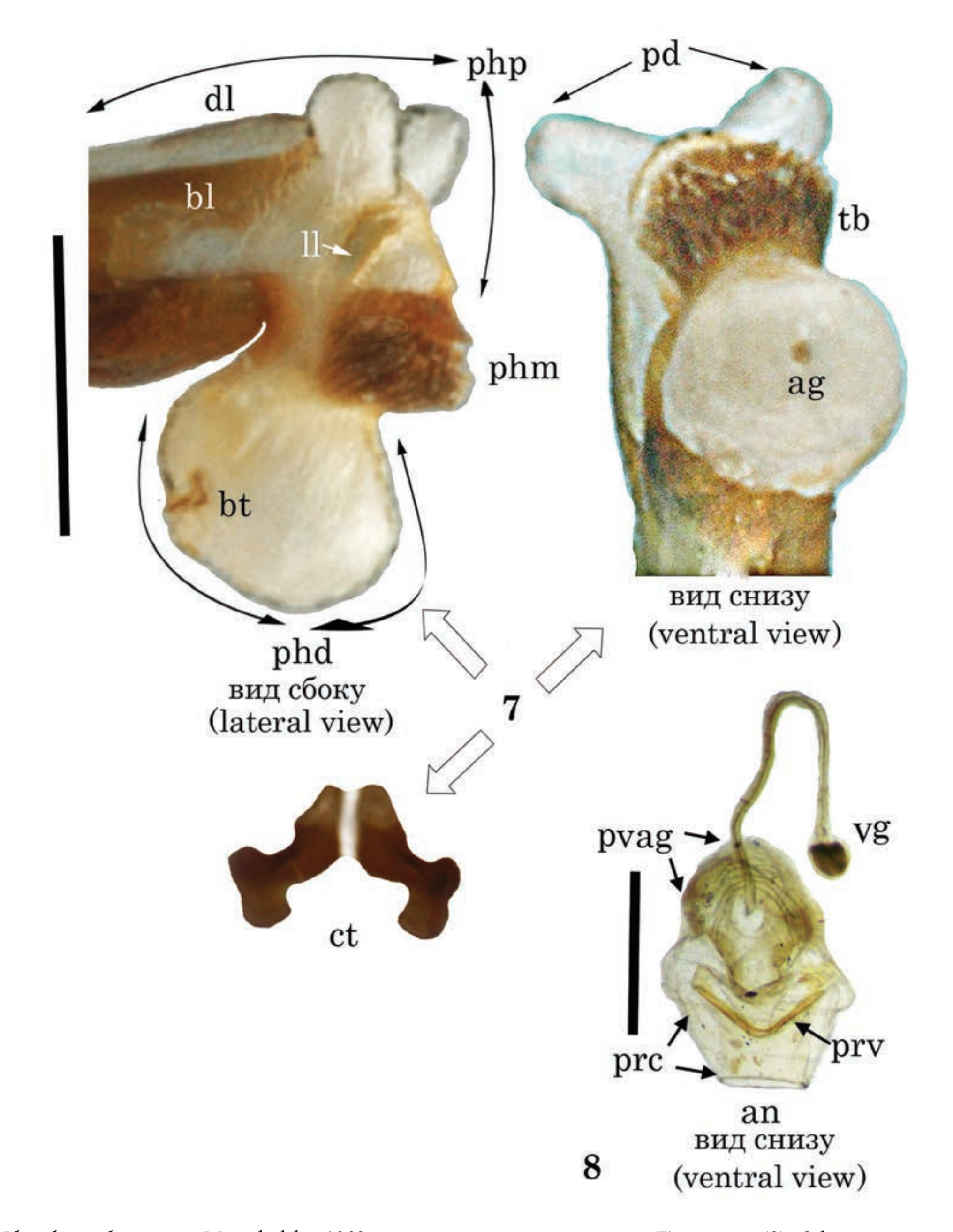


Рис. 7, 8. *Platydracus brevicornis* Motschulsky, 1862, структуры гениталий самцов (7) и самок (8). Объяснение сокращений см. в тексте.

Figs. 7, 8. *Platydracus brevicornis* Motschulsky, 1862, genital structures of the males (7) and females (8). See text for abbreviations.

Описание. *Гениталии самца.* Пенисная трубка полузакрытая. Оперкулум расширенный. Эндофаллус короткий, изогнут в дорсовентральном направлении. Проксимальный фалломер (php) включает дорсально титиллатор-щетку (tb) и «типичный» базальный титиллатор (ft). Дистальный фалломер (phd) на вершине с симметричным бититиллатором (bt) и монотитиллатором (mt).

Гениталии самки. Вагина типичной формы. Проктовагинус склеротизован, без четких границ.

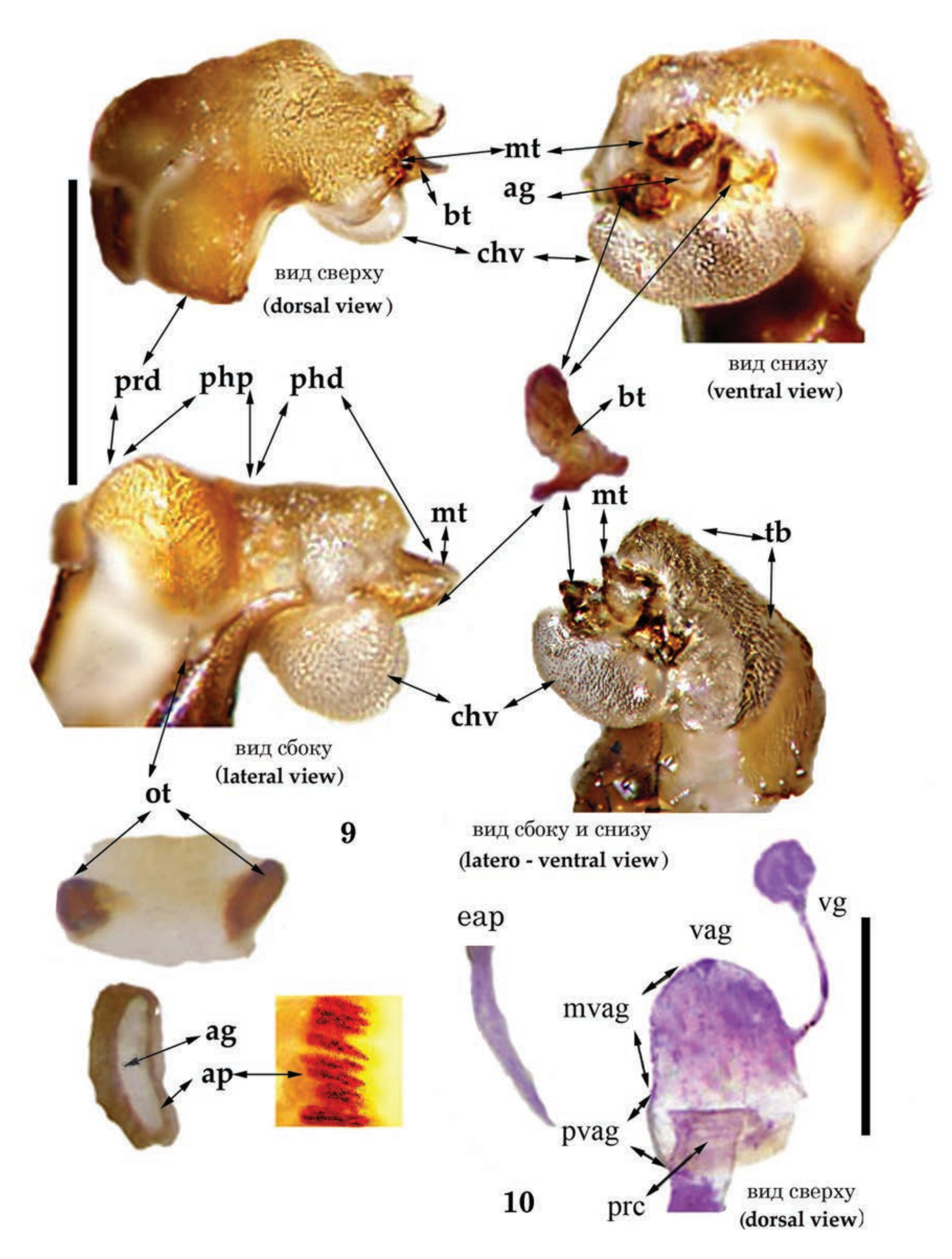


Рис. 9, 10. *Platydracus fulvipes* (Scopoli, 1763), структуры гениталий самцов (8) и самок (9). Объяснение сокращений см. в тексте.
Figs. 9, 10. *Platydracus fulvipes* (Scopoli, 1763), genital structures of the males (8) and females (9). See text for abbreviations.

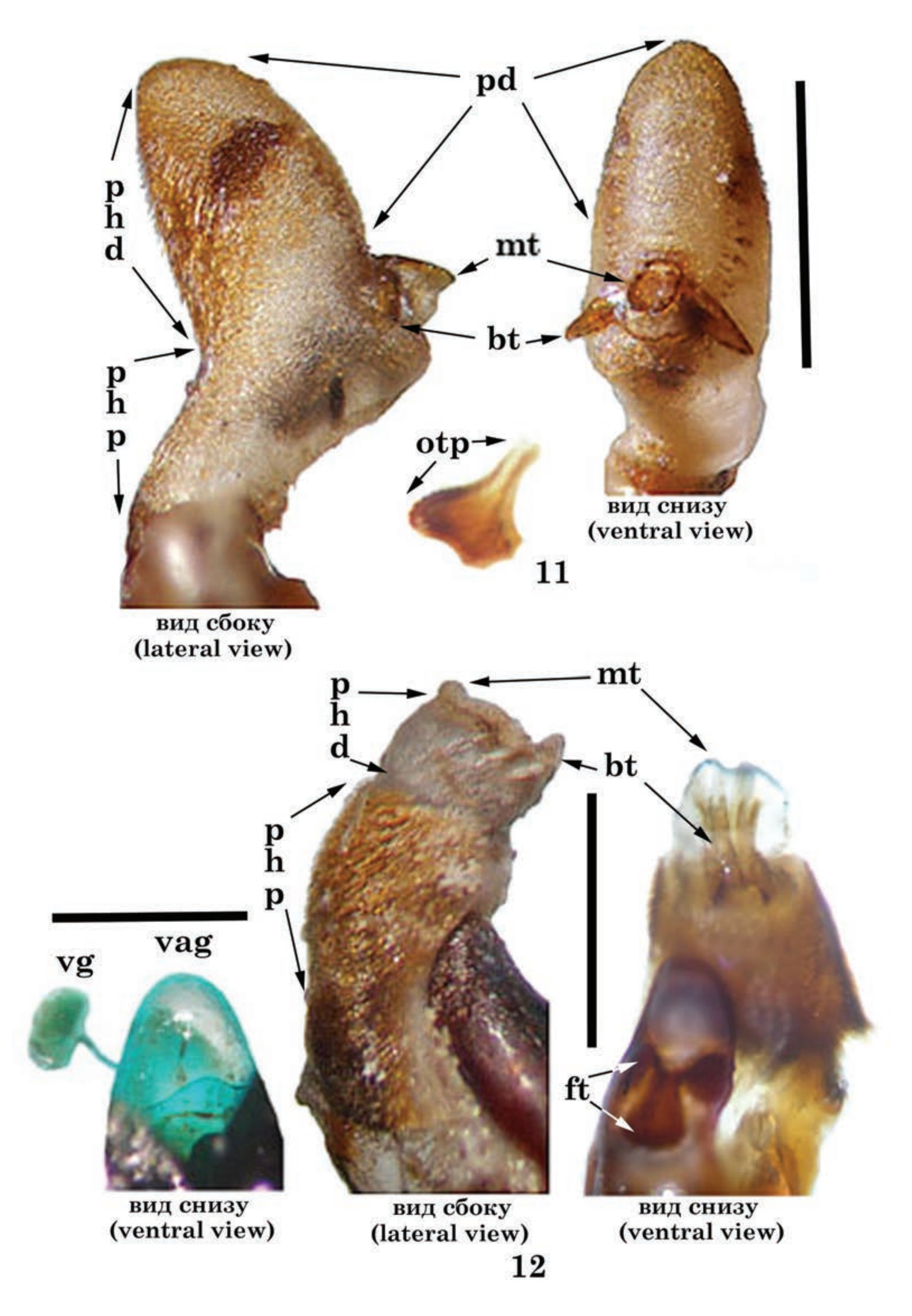


Рис. 11, 12. *Platydracus* spp., структуры эндофаллуса: 11 – *P. maculosus* (Erichson, 1839); 12 – *P. fossator* (Gravenhorst, 1802). Объяснение сокращений см. в тексте.
Figs. 11, 12. *Platydracus* spp., endophallus structures: 11 – *P. maculosus* (Erichson, 1839); 12 – *P. fossator* (Gravenhorst, 1802). See text for abbreviations.

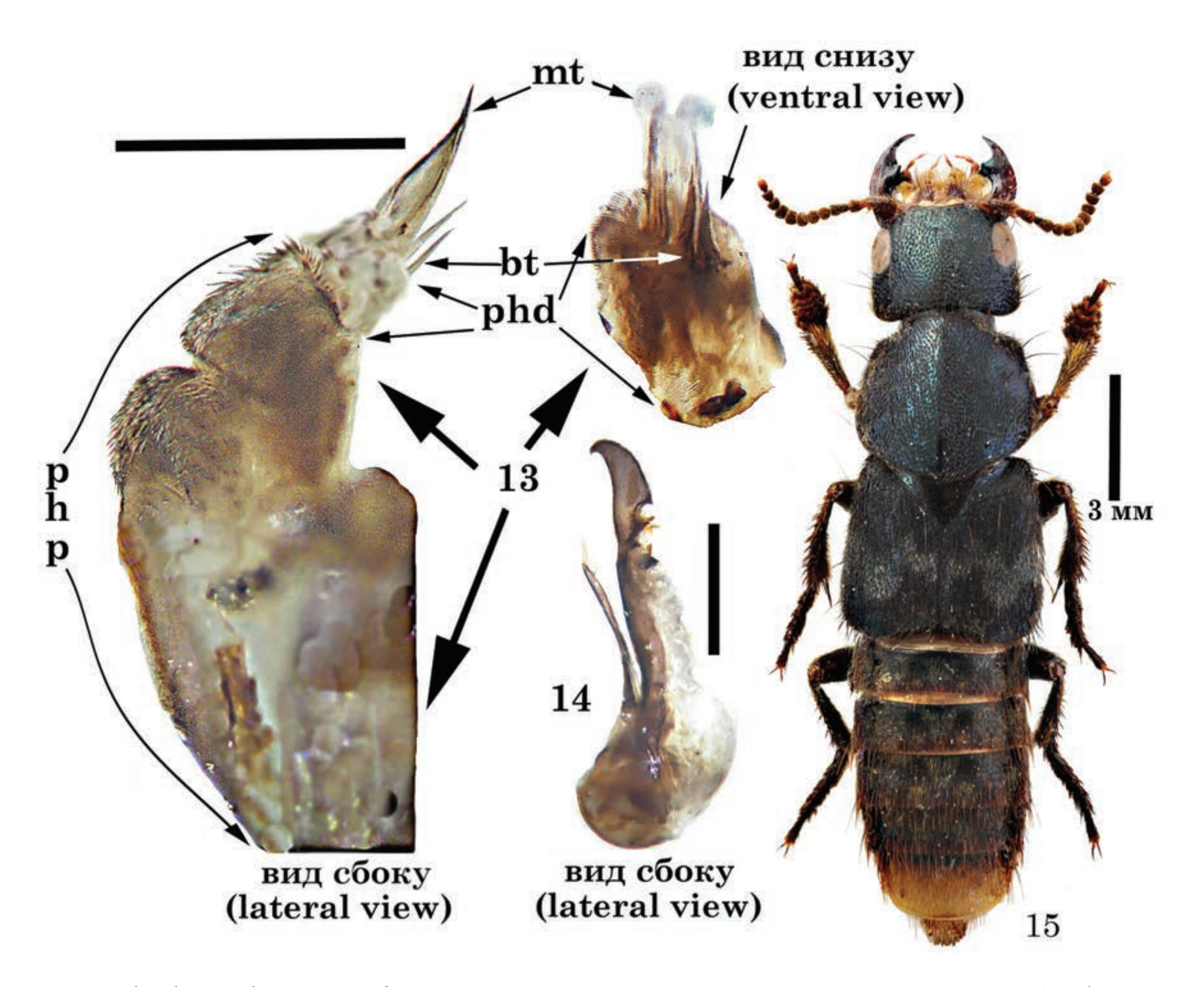


Рис. 13–15. *Platydracus ochropygus* (Nordmann, 1837), самец: 13 – структуры эндофаллуса; 14 – гениталии; 15 – общий вид сверху. Объяснение сокращений см. в тексте.

Figs. 13–15. *Platydracus ochropygus* (Nordmann, 1837), male: 13 – endophallus structures; 14 – genitalia; 15 – general view from above. See text for abbreviations.

***Platydracus brevicornis* (Motschulsky, 1862)**
(Рис. 7, 8)

Материал. РОССИЯ: 1 самец, 1 самка – Южное Приморье: Лазовский природный заповедник, ниже по течению р. Прямушка. 8–11 июля 2007, сб. Ю. Сундуков; 1 самка – п. Татьяновка, 4 июля 2007, сб. Шабалин.

Замечание. Частичное описание гениталий самки данного вида (как синоним *Platydracus paganus* Sharp, 1874) представлено в работе Naomi (1989).

Описание. *Гениталии самца*. Пенисная трубка с дорсальной стороны полностью мембранозная. Эндофаллус короткий, изогнут в дорсовентральном направлении, разделен на три фалломера. Проксимальный фалломер (php) несет два дорсальных симметричных выроста (pd); два сближенных базовентральных дистально изогнутых титиллатора (ct); дорсальную ламину (dl); две симметричные базолатеральные ламины (bl); две симметричные латеральные ламины (ll). На медиальном фалломере (phm) дорсально расположен титиллатор-щетка (tb), состоящий из длинных перпендикулярных спикул. Дистальный фалломер (phd) имеет почти сферическую форму, агонопориальный комплекс включает только бититиллатор, состоящий из двух изогнутых ламин.

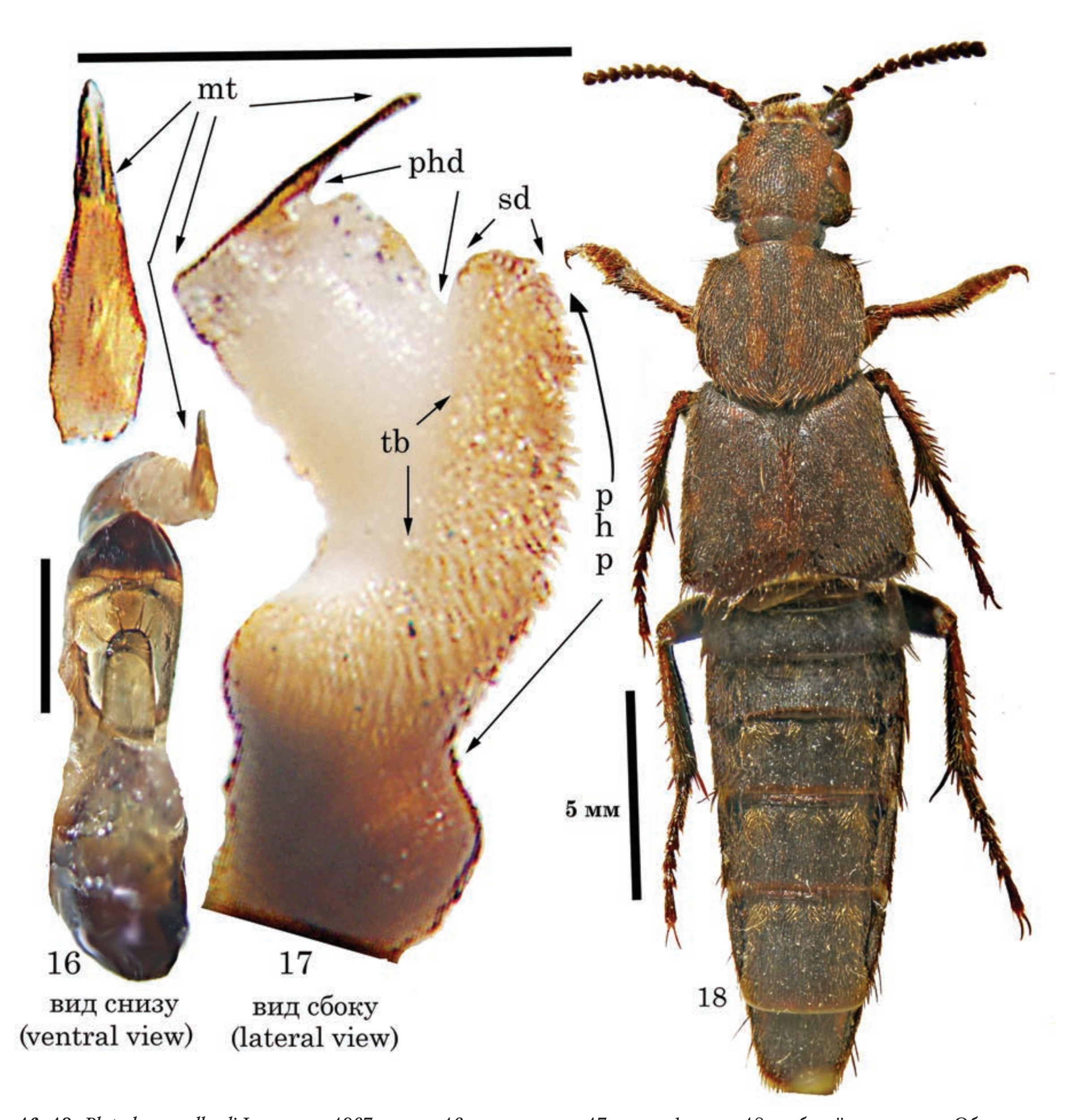


Рис. 16–18. *Platydracus allardi* Levasseur, 1967, самец: 16 – гениталии; 17 – эндофаллус; 18 – общий вид сверху. Объяснение сокращений см. в тексте.

Figs. 16–18. *Platydracus allardi* Levasseur, 1967, male: 16 – genitalia; 17 – endophallus structures; 18 – general view from above. See text for abbreviations.

Гениталии самки. Вагина (vag) мешкообразная; дорсальная сторона более плотная, покрыта дугообразными морщинами. Вагинальная железа (vg) округлая, прикреплена к вагине дорсально. Проктовагинус (prv) мембранозный; его апикальный край склеротизован, четко отделен и образует тупой выступ.

***Platydracus fulvipes* (Scopoli, 1763)**
(Рис. 9, 10)

Материал. РОССИЯ: 1 самка – Краснодарский край, п. Никель, 22 апреля 1978, сб. Э. Хачиков; 1 самка – Ростовская область, г. Ростов н/Д: 14 апреля 1988, сб. И. Шохин; 1 самец – те же

данные, но июнь 1990, сб. А. Шкуратов; 1 самец – Зеленый остров, июнь 2008, сб. А. Рудайков; 1 самец – те же данные, но июль 2006, сб. Ю. Арзанов; 1 самка – хутор Крымский, август 2008, сб. А. Пономарев; 1 самец – Ставропольский край, гора Машук, 17 июля 1993, сб. Э. Хачиков; 1 самка – гора Бештау, 10 июля 1993, сб. Э. Хачиков.

Описание. *Гениталии самца.* Пенисная трубка полузакрытая, оперкулум расширяется к вершине. Эндофаллус короткий, изогнут в дорсовентральном направлении, разделен на проксимальный (php) и дистальный (phd) фалломеры. Проксимальный фалломер включает в себя две симметричные дорсальные выпуклости (prd) и два базальных овальных титиллатора (ot); дистальный фалломер – титиллатор-щетку (tb), состоящий из плоских, широких и коротких щетинок; крупную вентральную камеру (chv), расположенную поперечно, по длине значительно превосходящую ширину эндофаллуса; агонопориальный комплекс. Его бититиллатор склеротизован, монотитиллатор слабо склеротизован, на вершине сужается, выемчатый. Вторичный агонопор с аподемой. Эндоаппендикс короткий, мембранозный.

Гениталии самки. Вагина (vag) типичная. Проток вагинальной железы находится с вентральной стороны. Проктовагинус отсутствует.

Platydracus maculosus **(Gravenhorst, 1802)**
(Рис. 11)

Материал. США: 5 самцов, 5 самок – штат Оклахома, Rogers county Oolgah, 18 мая 2011, сб. А. Юдаков.

Описание. *Гениталии самца.* Пенисная трубка полузакрытая. Оперкулум расширенный. Эндофаллус средней длины, симметричный. Внутренний мешок делится на проксимальный (php) и дистальный (phd) фалломеры. Проксимальный фалломер (php) включает дорсально титиллатор-щетку (tb) и базальный титиллатор, состоящий из двух симметричных овальных склеритов с выростами – «овальные титиллаторы с выростами» (otp). Дистальный фалломер (phd) на вершине вытянут в дорсальный вырост (pd), несет удлиненный монотитиллатор (mt) с апикальной выемкой и симметричный бититиллатор (bt), склериты которого расположены под тупым углом относительно друг друга.

Гениталии самки. Вагина типичной формы. Проктовагинус отсутствует.

Platydracus fossator **(Gravenhorst, 1802)**
(Рис. 12)

Материал. США: 5 самцов, 5 самок – штат Оклахома, Rogers county, Oolgah, 18 мая 2011, сб. А. Юдаков.

Описание. *Гениталии самца.* Пенисная трубка полузакрытая. Оперкулум расширенный. Эндофаллус короткий, изогнут в дорсовентральном направлении. Проксимальный фалломер (php) включает дорсально титиллатор-щетку (tb) и «типичный» базальный титиллатор (ft). Дистальный фалломер (phd) на вершине с симметричным бититиллатором (bt), склериты которого апикально раздвоены, и монотитиллатором (mt) с апикальной выемкой.

Гениталии самки. Вагина (vag) типичной формы. Проктовагинус отсутствует.

Platydracus ochropygus **(Nordmann, 1837)**
(Рис. 13–15)

Материал. ПЕРУ: 1 самец – департамент Хунин (departament Junin), провинция Сатипо (prov. Satipo), 60 км восточнее г. Сатипо (Satipo), Puerto-Ocopa vill., h=360 m, 16–17 января 2005, сб. О. Мосолов.

Описание. *Гениталии самца.* Пенисная трубка полузакрытая. Оперкулум расширенный. Эндофаллус короткий, изогнут в дорсовентральном направлении. Проксимальный фалломер (php) включает дорсально – титиллатор-щетку (tb) и вентрально – базальный титиллатор, по форме близкий к «типичной». Дистальный фалломер (phd) на вершине с симметричным бититиллатором (bt), склериты которого удлиненные и апикально утонченные, с заостренной вершиной, и расширенным монотитиллатором (mt) с апикальной выемкой.

Platydracus allardi **Levasseur, 1967**
(Рис. 16–18)

Материал. ЗАМБИЯ: 1 самец – Copperbelt, 30 km E Mpongwe, 13–14 декабря 2002, сб. А. Кудрна (A. Kudrna).

Описание. *Гениталии самца*. Пенисная трубка полузакрытая. Оперкулум расширенный. Эндофаллус средней длины, симметричный. Он делится на проксимальный (php) и дистальный (phd) фалломеры. Проксимальный фалломер (php) включает апикально – дорсальный выступ (sd), дорсально – титиллатор-щетку (tb) и вентрально – базальный титиллатор. Последний представляет собой узкую поперечную пластинку, с выпуклыми, покрытыми шипиками овалами по бокам. Дистальный фалломер у́же проксимального, на вершине несет крупный, удлиненный, апикально заостренный монотитиллатор (mt).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные дополнительные данные, а также переосмысление прежних (Хачиков 2005, 2006; 2011; Khachikov and Shavrin 2010) позволили поновому взглянуть на морфологию и номенклатуру отдельных образований гениталий, что привело к уточнению следующих понятий и терминов.

Дорсальная сторона трубки пениса может быть мембранозной, частично или полностью склеротизованной (Khachikov and Shavrin 2010; Хачиков 2011). Для обозначения двух последних вариантов применены термины «полузакрытая» (semi-closed type) и «закрытая» (closed type) (Khachikov and Shavrin 2010). Эти обозначения отражают и обозначают лишь степень склеротизации мембраны, которая может осуществляться различными способами. Частичная склеротизация возникает вследствие сближения дорсолатеральных частей пениса или появлением оперкулума (Khachikov and Shavrin 2010; Хачиков 2011), или же этими двумя путями одновременно. Полная склеротизация трубки пениса развивается на базе любого из этих вариантов, и, соответственно, гомология такого состояния оказывается проблематичной, поэтому наличие закрытой трубки пениса в различных таксонах не должно восприниматься как обязательное подтверждение их таксономического родства, а сам «closed type» – как некий определенный морфотип.

Структуры эндофаллуса здесь обозначены номенклатурой, которая состоит из основной и дополнительной частей. Основная часть обозначает определенный морфотип (Хачиков 2006; Khachikov and Shavrin 2010), дополнительная часть соответственно определяет топологию. Их сокращения представлены в таблице.

У изученных видов в роде *Platydracus* эндофаллус обнаруживает два морфотипа – симметричный и асимметричный (Хачиков 2006; Khachikov and Shavrin 2010). При симметричной форме вторичный агонопор находится на апексе дистальной части, при асимметричной – на латеральной части внутреннего мешка. Латеральная часть при этом короче дистальной, что визуально создает впечатление о том, что дистальная часть, выдающаяся вперед, является вершиной эндофаллуса. В связи с этим части эндофаллуса, включающие в себя вторичный агонопор, рассматриваются как гомологичные и, независимо от их расположения и формы, считаются вершинными частями и называются здесь «вершиной эндофаллуса».

У ранее изученных видов рода *Platydracus* (Khachikov and Shavrin 2010) эндофаллус топологически разделен на фалломеры – проксимальный и дистальный. Проксимальный фалломер занимает основание эндофаллуса, иногда и медиальную часть, и обязательно включает базовентральные или (в более коротком названии) базальные титиллаторы. Под ними понимаются склериты, расположенные вентрально в основании эндофаллуса. У ранее исследованных видов они имеют раздвоенную форму и обозначаются как «базальный раздвоенный титиллатор» (Хачиков 2006; Khachikov and Shavrin 2010). Поскольку он характерен и для типового вида *Platydracus stercorarius* (Olivier, 1795) данного рода, то мы называем его «типичной формой». Дистальный фалломер обязательно включает вершину с агонопориальным комплексом (Khachikov and Shavrin 2010). Последний представляет совокупность внешних структур, сопутствующих вторичному агонопору и состоящих из двух или трех компонентов. Они могут быть мембранозными, в виде складок, или склеротизованными и в последнем случае называются «агонопориальные титиллаторы» (Khachikov and Shavrin 2010, Хачиков 2011).

Ранее использованный нами термин «аппендикс эндофаллуса» (Khachikov and Shavrin 2010) применяется также и Касаткиным (2006), но для обозначения наружных структур внутреннего мешка. Здесь он заменен на термин «эндоаппендикс эндофаллуса», подчеркивающий его внутреннее местоположение. Эндоаппендикс имеет различное строение (Khachikov and Shavrin 2010), дифференцируется по длине, относительно эндофаллуса, на короткий, средний и длин-

ный. Короткий значительно меньше размеров внутреннего мешка, средний приблизительно равен половине его длины, длинный сопоставим с величиной эндофаллуса. Также различна толщина и структура стенок эндоаппендикса. Предположительно он осуществляет дополнительную функцию по перемещению (проталкиванию) спермы из вторичного агонопора в сперматеку (Khachikov and Shavrin 2010).

Вагина в более раннем представлении ограничивалась нами генитальной камерой (Хачиков 2005, 2006). Это было близко к пониманию Шванвича (1949), у которого структуры «генитальная камера» и «вагина» соответствуют друг другу. Здесь эти понятия дифференцированы. Под генитальной камерой понимается полость тела, внешне ограниченная склеритами генитального сегмента – IX тергитом, вальвиферами и кокситами: данная терминология соответствует Blackwelder (1936). С внутренней стороны они спаяны с мембранозной кутикулой, одновременно соединяющей их между собой и образующей внутреннее пространство генитальной камеры. Эта кутикулярная структура называется здесь *общей мембраной генитальной камеры*. В последней находятся вершина проктодеума, вагина и (при наличии) основания секреторных желез. Кроме того, предположительно в генитальной камере во время спаривания, располагаются части гениталий самца, не проникающие в вагину (К.В. Макаров, личн. сообщ.). Генитальная камера на конце абдомена образует широкий вход, называемый вульвой («vulva») (Blackwelder 1936; Шванвич 1949) или копулятивным отверстием (Шванвич 1949), в то время как вагина (sensu novo) является самостоятельным образованием мешковидной формы (Рис. 1) с мембранозными стенками. Посредством поперечного сужения вагина делится на дистальную и проксимальную части, хорошо различимые с дорсальной стороны. Дистальная часть – метавагина (Khachikov and Shavrin 2010) – имеет форму, близкую к овальной, состоит из довольно плотной мембраны, которая внешне дополнительно покрыта значительно более тонкой мембраной, называемой здесь *вагинальной мантией*. Внутри метавагины находится мембранозное образование с более тонкими стенками, по форме и размеру повторяющее метавагину, именуемое здесь *эндовагиной*. Она часто заполнена светлой гомогенной массой, предположительно спермой, и, возможно, выполняет функцию семяприемника. Проксимальная часть – здесь провагина (Khachikov and Shavrin 2010) или вагина в понятии Naomi (1989). Ее дорсальная стенка эластичная, вентральная сторона более плотная. Провагина базально образует широкое входное отверстие – вагинальный вход, расположенный приблизительно под анусом. Его вентробазальный (входной) край имеет разнообразную конфигурацию, может быть ровным или иметь выемку или выступ. Между вентральной стенкой вагины и вентральной внутренней частью генитального сегмента имеется полость, являющаяся вентральной частью генитальной камеры. Базальная часть вагины посредством мембранозных связок латеровентрально соединена с общей мембраной генитальной камеры. Эти связки мы называем *вагинальными лигаментами*. С их помощью базальная часть вагины посредством общей мембраны вентрально прикреплена к кокситам и вальвиферам. Лигаменты имеют довольно сложную структуру, состоящую из крупных мембранозных складок, образующих углубление между вентральной стенкой провагины и кокситами, которое здесь называется *коксито-вагинальным карманом*. Он вентрально образует выступ. Дорсально вагина фиксируется в генитальном сегменте посредством срастания дистального конца проктодеума с ее базальной частью. Здесь же почти всегда, ближе к месту соединения с проктодеумом, имеется проктовагинус (Хачиков 2011). Это образование в предыдущих работах автора называлось «проктигер» и «дорсовагинальная ламина» (Хачиков 2005, 2006). Применение термина «проктигер» являлось ошибочным, поскольку не соответствовало его первоначальному значению; второе название не полностью отражало понимание данной структуры (Хачиков 2011). Проктовагинус иногда может полностью отсутствовать, в то время как при наличии представляет собой слабосклеротизованный и дифференцированный участок или четко ограниченный плоский склерит. Проктодеум, в свою очередь, соединен дорсально собственными лигаментами с общей мембраной генитальной камеры. С вентральной стороны в вагину, ближе к входному отверстию, впадает яйцевод. У вагины имеется непарная придаточная железа, присоединенная к ней в ее проксимальной части и обозначаемая в предыдущей работе как «половая железа» (Khachikov and

Shavrin 2010). Для ее названия мы находим более точным термин «вагинальная железа», поскольку половая железа – широко употребляемое название, не обязательно обозначающее гомологичные образования. Сперматека у исследованных видов *Platydracus* отсутствует. Структуру, ранее принимаемую за нее самим автором (Хачиков 2006), а также Кларком (Clarke 2011), считаем вагинальной железой, поскольку последняя почти полностью мацерируется в холодном растворе щелочи. Данное строение гениталий самок характерно также для типового вида рода *Platydracus* – *P. stercorarius* (Olivier, 1795) (*см. ниже*), что позволяет считать его типичным для всего рода.

Изученные виды рода *Platydracus* по строению эндофаллуса дифференцируются на две группы: с симметричным внутренним мешком – «симфаллия», и с асимметричным – «асимфаллия». В первую группу входят виды *P. chalcocephalus*, *P. dauricus*, *P. brevicornis*, *P. latebricola*, *P. fulvipes*, *P. maculosus*, *P. fossator, P. ochropygus* и *P. allardi*. Вид *P. fulvipes* внутри группы несколько обособлен от остальных видов, поскольку отличается от них уникальным признаком – наличием вентральной камеры. К группе «асимфаллия» относятся *P. stercorarius, P. flavopunctatus* и *P. mortuorum*. Предположительно разделение этих групп в морфогенезе произошло в результате появления различных способов фиксации эндофаллуса в половых путях самок, в частности в провагине. У видов *P. dauricus*, *P. chalcocephalus* и *P. brevicornis* закрепление эндофаллуса происходит за счет его утолщенной и вытянутой вершины, которая у исследованных видов по мере ее удлинения и утолщения образует ряд переходных форм. Особенно это выражено у *P. brevicornis*, у которого вершина наиболее дифференцирована, резко расширена, почти сферическая, близка по форме к провагине. У *P. fulvipes* фиксация предположительно осуществляется в основном за счет крупной, вентральной камеры, а у *P. maculosus* – с помощью дорсального выроста аналогично видам группы «асимфаллия».

У видов этой группы данный процесс, вероятно, производится благодаря крупному, дистально направленному, мешкообразному дорсальному выросту. Предположительно эндофаллус был симметричный, но в морфогенезе у части видов сначала произошло увеличение его предвершинной части в дистальном направлении, без включения в нее вторичного агонопора, как у *P. allardi*, и особенно это выражено у P. *maculosus*. Далее у видов «асимфаллия» вершина эндофаллуса приобрела латеральное расположение, приведшее к асимметрии. Все эти вышеуказанные структуры, способствующие фиксации эндофаллуса в вагине, в большинстве своем имеют в разной степени овальную или округлую форму, более или менее соответствующую внутренней конфигурации провагины и, по всей видимости, занимают ее основной объем при спаривании. Таким образом, функция фиксации гениталий самцов в половых путях самок реализуется как минимум тремя различными способами, описанными выше.

Агонопориальный комплекс в большинстве случаев состоит из моно- и бититиллаторов, но у *P. brevicornis* имеется только бититиллатор, а у *P. flavopunctatus* и *P. allardi*, в противоположность, – только монотитиллатор. Степень склеротизации агонопориального комплекса также варьирует. Так, у *P. stercorarius* (*см. выше*) монотитиллатор слабо склеротизован так же, как и битиллатор у *P. fulvipes*.

Базовентральные титиллаторы, помимо указанной выше «типичной» формы, имеют другие модификации, такие как «овальные титиллаторы» у *P. fulvipes*. Это – наиболее морфологически просто устроенная форма, которая предположительно может рассматриваться как форма, предшествующая остальным, более сложным морфотипам базальных титиллаторов, гомологичная их латеральным, симметричным, выпуклым частям. Данное рассуждение основывается на презумпции о морфологическом усложнении организации у позже образованных форм по сравнению с более ранними, и как частный случай этого – положение об общем усложнении гениталий в процессе эволюции (Тихомирова 1973; Хачиков 2007). Это позволяет считать появление в процессе морфогенеза морфологически более простых структур гениталий предшествующим по отношению к образованию более сложно организованных. У вида *P. maculosus* строение базальных титиллаторов («овальные титиллаторы с выростами») отличается от «овальных титиллаторов» наличием уже коротких выростов. У морфотипа «изогнутые титиллаторы» (*P. brevicornis*) овальные части также имеют дистально направленные отростки, более длинные, изогнутые и сильно сближенные, но не слитые в единую структуру. У *P. allardi* овальные

структуры уже соединены друг с другом узкой пластинкой. У «типичной формы» базальных титилляторов симметричные латерально-дистальные овальные выпуклые части проксимально имеют изогнутые отростки, также слившиеся с друг другом в общую пластину.

Из генитальных структур самок наиболее полиморфен проктовагинус. Это выражается в различной степени его развитости, вплоть до полного отсутствия.

Следует отметить, что гениталии самок в основном имеют сходное строение, в то же время эндофаллусы представлены достаточным разнообразием форм. Особенно это контрастирует при сравнении с внутренними мешками изученных видов других родов, у которых апикальная часть в разной степени однотипна, имеет вытянутую форму, что, возможно, обусловлено наличием у них узкой сперматеки, в которую проникает дистальная часть эндофаллуса. У изученных же видов рода *Platydracus* сперматека отсутствует, строение вагин однотипно, но одна и та же функция – фиксация в половых путях самки – реализуется различными морфологическими типами эндофаллусов. Это позволяет предположить следующее – поскольку функция одна и та же, а морфология вагин сходна, то морфологическое разнообразие эндофаллусов отражает генетическую специфику этих видов и может быть использовано для выяснения родственных связей, но это должно осуществляться с определенной осторожностью и в комплексе с другими признаками. Например, наиболее просто устроенный внутренний мешок, не имеющий явных выпячиваний, имеется у следующих видов: *P. chalcocephalus*, *P. dauricus*, *P. latebricola*, *P. fossator* и *P. ochropygus*. Но эти виды (кроме первых двух, близких друг к другу) различаются как габитуально (Атлас стафилинид ...; Sedláček 2008; Brunke et al. 2011, рис. 15), так и по строению эдеагуса (Assing and Schülke 2012). Предположительно, поскольку данный морфотип эндофаллуса морфологически наиболее просто организован, то он, возможно, близок по своему строению к предковой, исходной форме. Это может объяснить присутствие этого морфотипа у приведенных выше видов, обитающих даже на разных континентах (Herman 2001), и при этом не обязательно указывает на родственные отношения этих видов. В то же время морфологическая обособленность *P. allardi* (рис. 18) и *P. maculosus* (Brunke at al. 2011) от остальных изученных видов подчеркивается оригинальностью строения их эндофаллусов.

Кроме того, стоит отметить, что в каждой видовой группе изученных здесь видов (таких, как группа «chalcocephalus» с составом *P. chalcocephalus*, *P. dauricus*, *P.brevicornis*, *P. flavopunctatus*; группа «stercorarius» – *P. stercorarius*, *P. latebricola*; группа «fulvipes» – *P. fulvipes*, *P. mortuorum*) имеются виды, принадлежащие к группе «асимфаллия», с асимметричным внутренним мешком. Это предположительно объясняется конвергенцией.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит коллег: Ю.Г. Арзанова (Россия, г. Ростов-на-Дону); В.В. Гребенникова (Канада, г. Торонто), М.В. Набоженко (Россия, г. Ростов-на-Дону); О.А. Мосолова (Россия, г. Санкт-Петербург); А.В. Пономарева (Россия, г. Ростов-на-Дону); А.В. Рудайкова (Россия, г. Ростов-на-Дону); И.А. Юдакова (Россия, г. Москва); И.В. Шохина (Россия, г. Ростов-на-Дону) за предоставленный материал; К.С. Артохина (Россия, г. Ростов-на-Дону) за помощь в изготовлении части иллюстраций. Отдельная признательность выражается К.В. Макарову (Россия, г. Москва) за консультативную помощь, неоценимые советы которого оказали огромную помощь в сложных морфологических, номенклатурных вопросах и в написании статьи в целом. Автор также благодарен А. Ньютону (Соединенные Штаты Америки, г. Чикаго) за определение южноамериканских и африканского видов.

ЛИТЕРАТУРА

Касаткин Д.Г. 2006. Внутренний мешок эдеагуса жуков-дровосеков (Coleoptera: Cerambycidae): морфология, номенклатура структур, таксономическое значение. *Кавказский Энтомологический Бюллетень*, **2**(1): 83–104.

Атлас стафилинид (Staphylinidae) России и сопредельных стран. Подсемейство Staphylininae. http://www.zin.ru/ANIMAliA/Coleoptera/rus/staph_sf.htm.

Тихомирова А.Л. 1973. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом Фауны СССР). Наука, Москва, 190 с.

Хачиков Э.А. 2005. Внутреннее строение гениталий некоторых видов родов *Ocypus* Leach, 1819 и *Tasgius* Stephens, 1829 (Coleoptera: Staphylinidae) с описанием новых таксонов из рода Ocypus. *Кавказский Энтомологический Бюллетень*, **1**(1): 19–32.

Хачиков Э.А. 2006. Новые данные по морфологии и таксономии некоторых видов подсемейства Staphylininae (Coleoptera: Staphylinidae). *Кавказский Энтомологический Бюллетень,* **2**(2): 177–182.

Хачиков Э.А. 2007. Об эволюционных тенденциях структуры гениталий некоторых жуков стафилинов и мертвоедов (Coleoptera, Staphylinidae, Silphidae). Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества (9–15 сентября 2007, Краснодар). Краснодар: 386.

Хачиков Э.А. 2011. Морфология внутренних структур гениталий некоторых видов рода *Dinothenarus* Thomson, 1858 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae). *Труды Зоологического института РАН*, **315**(2): 133–142.

Шванвич Б.Н. 1949. Курс общей энтомологии. Советская наука, Москва – Ленинград, 900 с.

Assing V. and Schülke M. 2012. Die Käfer Mitteleuropas. Band 4. Staphylinidae I. Zweite neubearbeitete Auflage. Heidelberg, Spektrum Akademischer Verlag, 560 p.

Blackwelder R.E. 1936. Morphology of the coleopterous family Staphylinidae. *Smithsonian Miscellaneous Collections,* **94**(13): 1–102.

Brunke A., Newton A., Klimaszewski J., Majka C. and Marshall S. 2011. Staphylinidae of Eastern Canada and adjacent United States. Key to subfamilies; Staphylininae: Tribes and subtribes, and species of Staphylinina. http://www.biology.ualberta.ca/bsc/ejournal/bnkmm_12/keys/genus/c1.html.

Clarke D.J. 2011.Testing the phylogenetic utility of morphological character systems, with a revision of *Creophilus* Leach (Coleoptera: Staphylinidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* **163:** 723–812.

Herman L.H. 2001. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **3**: 3021–838.

Khachikov E.A. and Shavrin A.V. 2010. Genital structures of some East Palaearctic species of the subtribe Staphylinina Latreille, 1802 (Coleoptera, Staphylinidae). *Евразиатский энтомологический журнал*, **9**(4): 631–640.

Naomi S.-I. 1989. Comparative morphology of the Staphylinidae and the allied groups (Coleoptera, Staphylinoidea) X. Eighth to 10th segments of abdomen. *Japanese Journal of Entomology,* **57**(4): 720–733.

Sedláček A. 2008. Insects pictures. Website intended for insects. http://www.hmyzfoto.cz/gstaph.ocy.html#plat.

Представлена 22 октября 2012; принята 29 августа 2013.